动 物 学 研 究 2002, Apr. 23 (2): 149~154 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综述

双尾虫系统进化的初步探讨

栾云霞，谢荣栋，尹文英[1]
（中国科学院上海生命科学研究院 植物生理生态研究所，上海 200025）

摘要：双尾虫系统发生问题目前备受学者的关注。作为六足总纲中内、外颚亚纲的过渡类群，双尾虫是否单系性及其系统地位的确定是争论的焦点，也是解决六足总纲高级阶元系统发生关系的一个关键。文中综述了多年来双尾虫形态学和解剖学方面研究所引发的争议和达成的共识，并对近几年该方面分子系统学的工作进行了总结和初步探讨。

关键词：双尾虫；系统发育；分子系统学；单系性
中图分类号：Q969.13；Q111 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2002)02-0149-07

Preliminary Study on Phylogeny of Diplura

LUAN Yun-xia, XIE Rong-dong, YIN Wen-ying[1]
(*Shanghai Institute of Plant Physiology & Ecology, Shanghai Institutes of Biological Sciences, the Chinese Academy of Sciences, Shanghai* 200025, *China*)

Abstract: The phylogeny of Diplura, an intermediate group between Entognatha and Ectognatha, is on hot debate now. Two main questions, one is whether Diplura is a monophyletic group, and the other is whether Diplura is sister group to the Insecta *s.str.*, constitute the contentious focuses. The settlement of these two questions is also one of the key points for resolving the phylogenetic arrangement of hexapod orders. In this paper, we reviewed the arguments and agreements about the phylogenetic position of Diplura of relevant groups based on morphological and anatomical evidences, as well as the recent advances on molecular systematics.

Key words: Diplura; Phylogeny; Molecular systematics; Monophyly

近十几年来，随着比较形态学、胚胎学及解剖学的深入研究，大量新的化石材料的发现，支序系统学理论与方法的广泛应用及分子系统学的蓬勃兴起，动物界种类最丰富的六足总纲(Hexapoda)(广义昆虫纲 Insecta *s.lat.*)高级单元之间的系统发育关系重新引起人们的关注，由此也引发了许多争论(Manton, 1972；尹文英, 1983, 1998；Kukalova-Peck, 1991)。其中双尾目(Diplura)的单系性及其与六足总纲其他类群的关系成为争论的焦点(Koch, 1997；尹文英和梁爱萍, 1998)。作为内、外颚亚纲过渡类群的双尾目，其系统发育地位的确定直接关系到单系的昆虫纲的起源，对六足总纲乃至整个节肢动物门的系统分类都有着举足轻重的作用(Kristensen, 1981, 1991)。但是，到目前为止该项具有重要理论意义的研究进展缓慢，其主要原因是双尾虫个体小、采集、饲养和种类鉴定都较困难，实验操作难度较大(谢荣栋, 1999, 2000)。利用我们实验室多年来从事土壤动物研究所积累的丰富资料及近期分子生物学的研究结果(栾云霞等，待发表)，本文拟就国内外双尾虫系统发育及其高级阶元分类的研究结果作一概述，以期引起我国相关学者的关注与兴趣，推进这项研究的深入开展。

收稿日期：2001-09-27；接受日期：2001-12-03
基金项目：国家自然科学基金重点项目 (30130040)；中国科学院生物科学与技术研究特别支持项目
1. 通讯作者 (Corresponding author), Tel: 021-63360599, E-mail: sieyin@online.sh.cn

1 双尾虫的系统分类地位

六足总纲等同于传统的、广义的昆虫纲，包括弹尾目（Collembola）、原尾目（Protura）、双尾目（Diplura）、石蛃目（Microcoryphia）、衣鱼目（Zygentoma）和有翅类（Pterygota）。Hennig（1953）根据口器结构将前3者归为内颚亚纲（Entognatha），后3类归为外颚亚纲（Ectognantha）。后来由于对双尾目系统地位有争议，Kristensen（1991）将双尾虫单独作为一支放在缺尾纲和狭义昆虫纲（Insecta *s. str.*）之间（图1）。

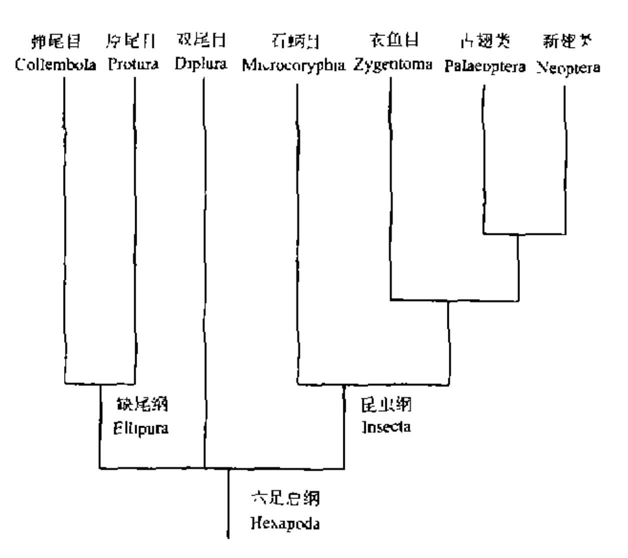


图1 双尾目的系统地位（Kristensen，1991）
Fig.1 The phylogenetic position of Diplura (Kristensen, 1991)

双尾虫是生活在土壤中的一类小型六足类动物，因其尾部生有1对尾须或尾铗而得名，简称"虮"。继原尾虫、弹尾虫各自独立成纲，与狭义的昆虫纲平行的观点被广泛接受之后，争议的焦点集中在双尾虫上（梁爱萍，1999）。就现生双尾虫和弹尾虫、原尾虫及外颚类的亲缘关系来看，一方面双尾虫与石蛃、衣鱼接近，均有尾须、针突、基节囊泡等附器，应将其与外颚类组成单系类群（Kukalová-Peck，1997）；而另一方面，双尾虫又因口器为内口式，无羊膜和浆膜，由中背细胞形成背器等形态特征和生物学特征与外颚亚纲明显不同，与多足纲乃至其他节肢动物类群相似。因而一些学者认为，弹尾目、原尾目、双尾目在系统发育关系上远离其他六足类，六足总纲是一个多源类群（Manton，1977；尹文英，1983）。

双尾虫系统分类地位的确定直接关系着单系的昆虫纲从哪里开始。长期以来，腹部具尾须一直普遍被认为是昆虫纲的一个重要共有衍征（Wheeler *et al.*，1993）。弹尾目和原尾目均无尾须，双尾目的康虮类（双尾目其他类群中短的尾须或铗形尾须被认为是次生性的变异）、石蛃目、衣鱼目以及原始的有翅类群均具有丝状尾须。从精子结构看，康虮类精子的轴丝微管为"9+9+2"式，更接近于石蛃目、衣鱼目和有翅昆虫；而铗虮类精子的轴丝微管为"9+2"式，与弹尾目的精子相近（Baccetti，1996）。值得一提的是康虮类与石蛃类的精子轴丝结构存在一个共同趋势，即成熟的精子中9条外层副微管一分为4条和5条2组，迁移至一端或两极，而该特征为其他六足类所不具备（Jamieson，1987）（图2B）。Dallai（1974）及Kristensen（1981，1991）都认为铗虮类的精子结构有可能是康虮类结构的进一步特化。从卵巢结构看，康虮类的囊状卵巢与弹尾目和原尾目的相似；而铗虮类的卵巢具分节的卵巢管，与外颚亚纲相似。根据与多足纲、甲壳纲等外群的比较，分节的卵巢管是衍征。因此，铗虮类与外颚亚纲又有可能是姐妹群（Štys *et al.*，1993；Bitsch & Bitsch，1998）。表1列举了康虮类和铗虮类卵巢的重要结构特征，并与原尾目、弹尾目进行了比较。

Kukalová-Peck（1987）在对晚石炭纪地层中发现的托马斯铗虮（*Testajapyx thomasi*）的形态特征进行详细的比较分析后认为，双尾虫与外颚亚纲具有较近的亲缘关系，主张狭义的昆虫纲应从双尾目开始，而弹尾目和原尾目与双尾目及外颚亚纲明显不同，二目组成近昆虫纲（Parainsecta），是昆虫纲的姐妹群。不过，Bitsch（1994）对托马斯铗虮的分类地位产生了怀疑，认为将其归入双尾目，主要依据是其铗状的尾须，而尾须特征也可能是平行进化的结果。从形态描述上看，它更接近于外颚亚纲的某些类群。Kristensen（1981）主张狭义的昆虫纲从石蛃目开始，并将弹尾目、原尾目以及双尾目作为另一个纲即缺尾纲（Ellipura）对待，后来他又把双尾目单独作为一个地位未定的类群，放在缺尾纲和狭义昆虫纲之间，理由是双尾目与其他六足类群之间的确切关系目前还无法肯定（Kristensen，1991）。Bitsch & Bitsch（2000）综合形态特征的支序分析发现，不同的分析方法得到的结果不一致，并且置信度都不高，难以说明问题。因而双尾虫的分类地位仍无法确定。

表 1　主要内颚类群卵巢（卵巢管）的重要特征（Szczepan，1994）

Table 1　Important characters of ovaries (ovarioles) in major entognathan groups (Szczepan, 1994)

	原尾目 Protura	弹尾目 Collembola	双尾目 Diplura 康虮类 Campodeidae	双尾目 Diplura 铗虮类 Japygidae
卵巢类别 Category of the ovary	囊状 Sac-like	囊状 Sac-like①	囊状 Sac-like①	分节，由分离的卵巢管组成 Metameric, composed of discrete ovarioles
类型 Type	次生无滋卵巢 Secondary panoistic	多滋卵巢 Polytrophic meroistic①	多滋卵巢 Polytrophic meroistic①	无滋卵巢 Panoistic
原卵区定位 Localization of the germarium	顶端（卵巢顶端向尾腹面弯转）Apical (the tip of ovary bent caudo-ventrally)	侧面 Lateral	顶端 Apical	顶端 Apical
生殖细胞束 Germ cell clusters	?	链状、具有嗜色细胞 Chain-like with intermediate cells①	链状，具有嗜色细胞 Chain-like with intermediate cells①	无 Absent
卵母细胞核 Oocyte nucleus	具 rRNA 合成活性 Active in rRNA synthesis	无活性 Inactive①	无活性 Inactive①	具 rRNA 合成活性 Active in rRNA synthesis
卵黄发生前的卵母细胞质 Ooplasm of pre-vitellogenic oocytes	无膜状细胞器 Devoid of membranous organelles	充满无数粗糙内质网成分和高尔基复合体 Filled with numerous rough ER elements & Golgi complexes①	充满无数粗糙内质网成分和高尔基复合体 Filled with numerous rough ER elements & Golgi complexes①	?

①康虮类与弹尾目的共同衍征（Synapomorphic characters shared by the Collembola and Campodeidae）。

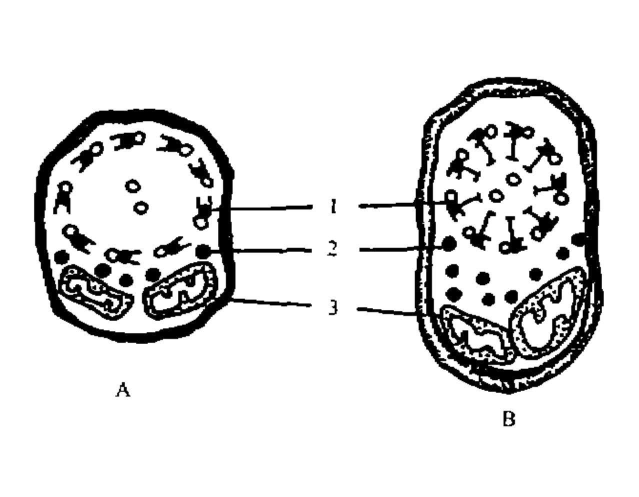


图 2　铗虮类和康虮类的精子轴丝横切面

Fig.2　Cross section of sperm axoneme of Japygidae and Campodeidae

A.铗虮属一种（*Japyx* sp.）（Baccetti & Dallai，1973）；B.康虮属一种（*Campodea* sp.）（Dallai，1994）。1.双微管（Doublets）；2.副微管（Microtubules）；3.线粒体（Mitochondria）。

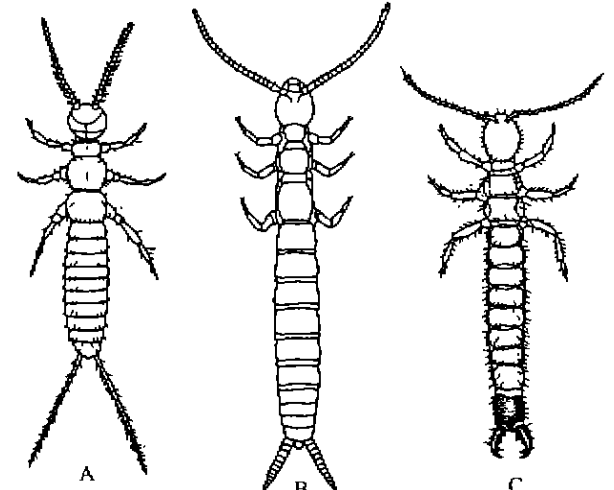


图 3　双尾虫三大不同类群的背面观

Fig.3　Dorsal view of three different groups of Diplura

A.康虮类（Campodeidae）；B.原铗虮类（Projapygidae）；C.铗虮类（Japygidae）。

2　双尾虫是否为单系类群

1873 年 Lubbock 根据双尾虫尾部结构的明显不同(图 3)，建立了具有 1 对长形多节尾须的康虮科（Campodeidae）和具有 1 对几丁质化单节尾铗的铗虮科(Japygidae)。1982 年 Rusek 发表了有 1 对圆筒形分节尾须的八孔虮科(Octostigmatidae)。至今双尾虫共有 9 个科，隶属于 3 个总科：康虮总科（Campodeoidea）、原铗虮总科（Projapygoidea）和铗虮总科(Japygoidea)。双尾虫的共有衍征主要有：单、复眼

表 2 双尾虫 GenBank DNA 序列

Table 2 The list of DNA sequences of Diplura in GenBank

GenBank 序列号 Accession number	测序基因 Gene for sequence	科,属,种 Family, Genus, Species	参考文献 References
AF258664 AF258663	Enolase mRNA, partial cds	Campodeidae, *Eumesocampa*, *Eumesocampa frigilis*	Regier & Shultz (unpublished)
AF138988 AF138987	RNA Polymeras Ⅱ largest subunit mRNA, partial cds	Japygidae, *Metajapyx*, *Metajapyx subterraneus*	Shultz & Regier (2000)
AF138980 AF138979 AF138978		Campodeidae, Eumesocampa, *Eumesocampa frigilis*	
AF137389	Elongation factor-1 alpha mRNA, partial cds	Japygidae, *Metajapyx*, *Metajapyx subterraneus*	
AF137388		Campodeidae, Eumesocampa, *Eumesocampa frigilis*	
AF240818	Elongation factor-2 mRNA, partial cds	Campodeidae, *Eumesocampa*, *Eumesocampa frigilis*	Regier & Shultz (2000)
AF110860	Histone H3 (H3) gene, partial cds	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea tillyardi*	McLauchlan *et al*. (unpublished)
AF252400	12*S* ribosomal RNA gene, partial sequences	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp. CFNDS2	Carapelli *et al*. (2000)
AF252399		Japygidae, *Japyx*, *Japyx* sp. CFNDS2	
AF251758- AF251762	Elongation factor-1 alpha gene, partial cds	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp. CFNDS1	
AF251753- AF251757		Japygidae, *Japyx*, *Japyx* sp. CFNDS1	
AF173266	28*S* ribosomal RNA gene, partial sequences	Japygidae, *Japyx*, *Japyx* sp. GG-2000	Edgecombe *et al*. (1999)
AF173234	18*S* ribosomal RNA gene, partial sequences	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea tillyardi*	
AF005456	18*S* ribosomal RNA gene, complete sequences	Japygidae, *Catajapyx*, *Catajapyx* sp.	
AF005455	18*S* ribosomal RNA gene, complete sequences	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp.2	Giribet & Ribera (2000)
AF005454		Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp.1	
AF005472	28 *S* ribosomal RNA gene, partial sequences	Japygidae, *Japyx*, *Japyx* sp.	
AF005471		Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp.2	
AF005470		Campodeidae, *Campodea*, *Campodea* sp.1	
AF218288	Cytochrome oxidase subunit Ⅰ gene, partial sequences	Campodeidae, *Campodea*, *Campodea tillyardi*	Thampapillai (unpublished)
AY037167	18*S* ribosomal RNA gene, complete sequences	Campodeidae, *Lepidocampa*, *Lepidocampa weberi*	Luan *et al*. (unpublished)
AY037168		Parajapygidae, *Parajapyx*, *Parajapyx emeryanus*	

完全消失;头部无幕骨;足转节与腿节及腿节与胫节之间具有独特的关节,转节与腿节之间有旋肌;腹部基肢节与腹板愈合形成基腹片等(Francois, 1982; Condé & Pagés, 1994)。

随着解剖学研究的深入,发现双尾目的康蚁类与铗蚁类在卵巢结构、精子形态等方面都存在比较明显的差异,因而 Štys *et al*. (1993)对双尾目的单系性产生了疑问。康蚁类的卵巢呈囊状,无卵巢管,而铗蚁类的卵巢具分节的卵巢管。精子结构的长期研究结果表明,康蚁类精子具有非常长的顶体,双层结

构,含长柱形内柱,两条线粒体衍生物亦保留有规则的横嵴,轴丝微管为"9+9+2"式,其 9 条副微管起源于双微管亚纤丝突起;铗𧊕类精子的顶体为双层,即含有半球形的内锥.两条线粒体衍生物保留了横嵴,其轴丝微管为"9+2"式和 5 条副微管,并认为 5 条副微管不是双微管起源,而与线粒体发生有关(Jamieson,1987;Jamieson *et al*.,1999;图 2)。

晚石炭纪托马斯铗𧊕的发现致使研究者对双尾目及内颚亚纲的其他一些共有衍征提出质疑(Kukalová-Peck, 1987)。托马斯铗𧊕与现生康𧊕类明显不同，前者具有明显的复眼、内口式不明显，长且多节的下颚须、下唇须，多节的腹足。正如上文所述，越来越多的学者对于把托马斯铗𧊕归入双尾虫表示质疑（Bitsch, 1994; Bitsch & Bitsch, 2000）

鉴于康𧊕类与铗𧊕类之间在形态学及解剖学上存在着比较明显的差异，一些学者认为丝状尾须和钳状尾铗并非源于同一祖先，Štys *et al*.（1993）主张将双尾目的康𧊕类和铗𧊕类分别作为两个目，即康𧊕目（Campodeina）和铗𧊕目（Japygina）、与弹尾目和原尾目并列。Bitsch & Bitsch（2000）用 47 个外部形态特征及 28 个内部解剖学特征进行支序分析后，对双尾虫的单系性也存有质疑，提出了新的见解，他们建议将康𧊕科＋原康𧊕科＋原铗𧊕科作为一类，而铗𧊕科作为另一类。但另一些学者坚持认为双尾目是单系类群，如 Kukalová-Peck（1987, 1991, 1997）通过对化石及现生种类进行比较形态学研究后认为：胸足转节与前腿节愈合，胸节原翅退化为具有保护作用的侧叶，腹节上基节侧叶消失，腹部第 11 节具长尾须和具特有的尾须关节等都是双尾目的重要衍征；又如 Koch（1997）在对内颚亚纲各类群头部及口器结构进行比较研究后发现康𧊕与铗𧊕具有相同的内颚结构，而且与弹尾目和原尾虫的内颚结构不同，也支持双尾目为一单系群的观点。

此外，由于样品稀少，采集困难，目前原铗𧊕类的研究资料非常欠缺。从形态方面看，原铗𧊕类的一些特征介于康𧊕类和铗𧊕类之间（Rusek, 1982; 谢荣栋和杨毅明, 1991）。Pagés（1997）综合考察了双尾虫所有科的外部形态特征后认为原铗𧊕类（原铗𧊕科＋后铗𧊕科＋八孔𧊕科）与康𧊕类更近缘；而相反的是，Štys & Bilinski（1990）和 Štys *et al*.（1993）经卵型分析认为原铗𧊕类与铗𧊕类更近。因此，我们认为作为康𧊕类与铗𧊕类的过渡类群，对原铗𧊕类的进一步研究将会为双尾虫的单系性提供强有力的证据。

3　双尾虫单系类群的分子系统学证据

由于趋同进化的存在，不同类群的物种可能表现出相似的形态特征。这使传统的系统发育研究遇到了许多难以克服的困难。而 DNA 序列分析则给传统的系统发育研究带来了生机。进而才有可能研究生物的进化历程、确定物种间的进化关系。但是基因组庞杂，如何选择一个好的分子标记是能否正确构建系统发育树的关键。相比较而言，因缺乏细胞核基因组的保护机制，细胞器基因组变异较明显，能反映较短时间内的进化事件，多用于物种及种下关系的鉴别。而较保守的一些核基因则更适于高级分类阶元的研究（张亚平, 1996）。

双尾虫分子水平的系统学研究为数不多，截止到 2001 年 8 月，GenBank 中共有双尾虫序列 34 条（表 2）。近年来我们实验室结合形态鉴定优势，对中国的无翅类样品进行了分子水平的系统学研究（Shao *et al*., 1999, 2000），但并未重点讨论双尾虫的系统发育地位问题。最近我们通过对几种无翅类和有翅类代表物种的核糖体 18S rRNA 基因全序列测定，并选择保守区段，结合 Giribet（2000）报道的相关序列，构建了六足类代表种的 18S rDNA 基因树，着重讨论双尾虫的系统地位，其结果明显支持双尾虫的单系性，并赞同双尾虫独立、与原尾纲、弹尾纲和狭义昆虫纲平行的观点（栾云霞等, 待发表）。

目前尽管大部分分子证据都支持双尾虫的单系性，但对于双尾虫与其他六足类群之间的亲缘关系问题，各自的研究结果则存在着差异，并且都无法提供确凿的证据（Frati *et al*., 1998; Carapelli *et al*., 2000; Giribet & Ribera, 2000）。分析其原因，与所选基因不同，测定的序列长短不一，数据分析方法存在差异等不无关系。因此 Wheeler *et al*.（2001）开始倾向于整合分析多方面的数据，以期得到更准确的系统发育树。

他们详细整合分析了六足总纲各代表类群 275 个形态特征和 1 000 bp 的 18S rDNA 及 350 bp 的 28S rDNA 的数据，结果明确支持双尾虫的单系性，但对于双尾虫的姐妹群问题，形态数据、分子数据和形态＋分子数据分析结果不一致，双尾目与狭义

昆虫纲的距离时远时近．这说明在多方面数据的整合分析上还存在很多问题，寻找更好、更多的分子标记并结合形态、解剖学等特征进行全面的分析，能更准确的阐明它们之间的系统发育关系，但前提是对这些特征性状以及分子证据在整合分析时有较清楚的权重。相信随着多种学科的发展和交融，各种新的数据的引人．许多问题将会迎刃而解。

致谢： 感谢中国科学院昆明动物研究所张亚平研究员在工作中给予的指导和帮助。文中插图由程义存先生复墨，姚永刚博士、庞峻峰博士和胡健博士阅读初稿并提出有益的修改意见．在此表示衷心地感谢。

参考文献：

Baccetti B 1996. Comparative spermatology in insect taxonomy and phylogeny[A]. XX International Congress of Entomology[C]. Firenze, Italy 18－23.

Baccetti B, Dallai R 1973. The spermatozoon of Arthropoda: XXI New accessory tubule patterns in the sperm tail of Diplura[J] *Journal de Microscopie*, 16: 341－344

Bitsch J 1994. The morphological ground plan of Hexapoda: critical review of recent concepts[J]. *Ann Soc. Ent. Fr* (N S.), 30: 103－129.

Bitsch C, Bitsch J. 1998. Internal anatomy and phylogenetic relationships among Apterygota insect clades (Hexapoda)[J]. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N.S.). 34: 339－363

Bitsch C, Bitsch J. 2000. The phylogenetic interrelationships of the higher taxa of Apterygota Hexapods[J]. *Zoologica Scripta*, 29: 131－156.

Carapelli A, Frati F, Nardi F, *et al* 2000. Molecular phylogeny of apterygotan insects based on nuclear and mitochondrial genes[J] *Pedobiologia*, 44(4): 361－373.

Conde B, Pages J. 1994. Diplura [A]. In: Naumann I D. The Insects of Australia[M] Carlton: CSIRO, Melbourne University Press. 765－866.

Dallai R 1974 Spermatozoa and phylogenesis: A few data on Insecta Apterygota[J]. *Pedobiologia*. 14: 148－156

Dallai R. 1994. Recent findings on apterygotan sperm structure[J]. *Acta Zoologica Fennica*, 195: 23－27.

Edgecombe G D, Giribet G, Wheeler W C. 1999. Phylogeny of Chilopoda: combining 18S and 28S rRNA sequences and morphology[J]. *Bol S.E.A.*, 26: 293－331

Francois J. 1970. Squelette et musculature cephalique de *Campodea chardardi* Conde (Diplura: Campodeidae)[J]. *Zool. Jahrb. Anat.*, 87: 331－376

Frati F, Dallai R, Carapelli A. 1998. Comparison of morphological and molecular data for the phylogeny of the apterygota[C]. V International Seminar on Apterygota. 35

Giribet G, Ribera C 2000. A review of Arthropod phylogeny: New data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization [J]. *Cladistics*, 16: 204－231

Hennig W. 1953. Kritische bemerkungen zum phylogenetischen system der insekten[J]. *Beitr Ent*, 3: 1－85.

Jamieson B G M. 1987. The Ultrastructure and Phylogeny of Insect Spermatozoa[M]. Cambridge University Press.

Jamieson B G M, Dallai R, Afzelius B A. 1999. Insects: Their Spermatozoa and Phylogeny[M]. New Hampshire: Science Publishers 60－80

Koch M 1997. Monophyly and phylogenetic position of the Diplura (Hexapoda)[J]. *Pedobiologia*, 41: 9－12.

Kristensen N P. 1981. Phylogeny of insect orders[J]. *Ann. Rev Ent.*, 26: 135－157.

Kristensen N P. 1991. Phylogeny of extant hexapods [A]. In: Naumann I D. The Insects of Australia Vol. 1[M]. 2nd ed. Carlton: CSIRO, Melbourne University Press 125－140.

Kukalova-Peck J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta)[J]. *Can. J. Zool*, 65: 2327－2345

Kukalova-Peck J. 1991 Fossil history and the evolution of hexapod structure[A]. In: Naumann I D. The Insects of Australia Vol. 1[M]. 2nd ed. Carlton: CSIRO, Melbourne University Press 141－179.

Kukalová-Peck J. 1997. Arthropod phylogeny and "basal" morphological structure[A]. In: Fortey R A, Thomas R H. Arthropod Relationships [M]. London: Chapman & Hall Press. 249－268

Liang A P. 1999. Phylogeny and high classification of Hexapoda [A]. In: Zheng L Y, Gui H. Insect Classification[M]. Nanjing: Nanjing Normal University Press. 1－8. [梁爱萍. 1999. 六足总纲的系统发育与高级分类. 见：郑乐怡，归 鸿 昆虫分类. 南京：南京师范大学出版社 1－8.]

Lubbock J S. 1873 Monograph of the Collembola and Thysanura [M]. London: Ray. Soc. 1－276.

Luan Y X, Zhang Y P, Yue Q T, *et al*. Ribosomal DNA gene and phylogenetic relationship of Dipura and lower hexapods (unpublished) [栾云霞，张亚平，岳巧云，等. 从核糖体 RNA 基因序列探讨双尾虫的系统进化.（未发表）.]

Manton S M 1972. The evolution of arthropodan locomotory mechanism: Part 10. Locomotory habits, morphology and evolution of the hexapod classes[J] *Zool. J. Linn. Soc.*, 51: 203－400

Manton S M. 1977. The Arthropoda. Habits, Functional Morphology, and Evolution[M]. Oxford: Oxford University Press.

McLauchlan A, Livingston S P, Macaranas J. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. (unpublished).

Pagés J. 1997. Notes sur les Diploures Rhabdoures Insectes, Apterygotes no I－Diplura Genavensia XXII[J] *Revue Suisse de Zoologie*, 104: 869－896.

Regier J C, Shultz J W. 2001. Elongation factor－2: a useful gene for arthropod phylogenetics[J]. *Mol. Phylogenet. Evol*, 20(1): 136－148.

Regier J C, Shultz J W. Enolase as a phylogenetic marker. (unpublished).

Rusek J 1982 *Octostigma herbivora* n. gen. & sp (Diplura: Projapygoidea: Octostigmatidae n. fam.) injuring plant roots in the Tonga Islands[J]. *New Zealand Journal of Zoology*, 9: 25－32.

Shao H G, Zhang Y P, Xie R D, *et al* 1999. Mitochondria cytochrome *b* sequences variation of Protura and molecular systematics of Apterygota[J]. *Chinese Science Bulletin*, 44(22): 2031－2036

Shao H G, Zhang Y P, Ke X, *et al*. 2000 Sequences of mitochondrial DNA cytochrome oxidase II in *Gryllotalpa nanjensis* and phylogeny of Apterygota[J]. *Science in China* (Series C), 43(6): 589－596

Shultz J W, Regier J C. 2000. Phylogenetic analysis of Arthropods using two nuclear protein-encoding genes supports a crustacean + hexapod clade[J]. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 267: 1011－1019.

（下转第 155 页）